

ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ НАСЕКОМЫХ КАК ФАКТОР ПОВЕДЕНЧЕСКОЙ УСТОЙЧИВОСТИ К ИНСЕКТИЦИДАМ

Е. М. Лучникова

В результате приобретения вредными насекомыми устойчивости к ядам химическая борьба с ними стала весьма затруднительной (Дерожич, 1959; Brown, 1959). Простое увеличение доз старых ядов и синтез новых соединений, токсичных для насекомых, но не ядовитых для млекопитающих и человека, не решают проблему принципиально. Более того, повышение жесткости массовых обработок полей инсектицидами приводит к уничтожению полезных насекомых и, кроме того, сдвигает естественное равновесие в численности разных видов иногда в пользу вредителя. Выход из создавшегося положения может быть найден путем дальнейших физиологических, генетических и экологических исследований природы приобретенной резистентности.

Возникновение у насекомых устойчивости к ядохимикатам — пример происходящей у нас на глазах адаптации живых организмов к новым условиям внешней среды. Исследование внутримультипопуляционных механизмов, позволяющих популяциям насекомых выстоять против действия новых повреждающих агентов, поможет в изучении такого явления, как генетический гомеостаз.

Защитные механизмы насекомых, из-за которых химическая борьба с ними становится малоэффективной, можно разделить на две группы: 1) помогающие насекомому преодолеть дозу яда, летальную для большинства особей нормальной популяции того же вида, и 2) позволяющие ему избежать этой дозы в силу изменения особенностей поведения. Второй тип устойчивости по существу не является подлинной резистентностью и известен как поведенческая резистентность.

Поведенческая резистентность насекомых до сих пор остается наименее исследованной областью. Она незаслуженно игнорируется экспериментаторами и при разработке практических вопросов химической борьбы, как правило, не учитывается (Busvine, 1958; Bot, 1961). Однако поведенческие механизмы, несомненно, играют значительную роль в приспособлении организмов, активно избирающих себе среду обитания (Лобашев, 1961).

Ранее нами (Бачурихина, Лучникова, 1961) была экспериментально доказана принципиальная возможность отбора по поведенческой резистентности: особи отселектированной линии дрозофилы значительно реже контактировали с отравленной ДДТ поверхностью, по сравнению с особями контрольной сублинии. Такое сокращение контактов с отравленной поверхностью произошло благодаря изменению в результате се-

лекции ряда особенностей поведения мух, среди которых следует отметить пониженную двигательную активность.

В настоящей работе нашей задачей было выяснить значение для устойчивости дрозофилы к инсектициду, в частности тиофосу, одного из поведенческих признаков, а именно общей двигательной активности.

О значении двигательной активности для приобретенной устойчивости насекомых к ядам известно крайне мало. Имеются лишь единичные полевые наблюдения. Так, Моррисон и Брус (Morrison, 1951; Bruce, Decker 1950) отмечают, что при длительном применении инсектицида мухи (*Musca domestica*) стали менее подвижными и предпочитали сидеть на необработанных поверхностях. «а не летали взад-вперед, как обычно». Однако Метцлф (Metzger, 1955) и Браун (1959) рассматривают такое поведенческое поведение мух как результат частичного отражения т.к. Из лабораторных наблюдений над изменением подвижности («реактивности») устойчивых мух нам известно лишь одно (Уэбанг, 1959).

Для ряда мух дана оценка двигательной активности по двигательной активности мух дрозофил, так же, как и по их устойчивости к инсектициду. В работе Грей и др. (Gray, 1959) и Самарина (1960) описаны методы измерения активности мух в стимуляционной камере. В работе Грей и др. (Gray, 1959) описаны методы измерения активности мух в стимуляционной камере. В работе Самарина (1960) описаны методы измерения активности мух в стимуляционной камере. В работе Грей и др. (Gray, 1959) описаны методы измерения активности мух в стимуляционной камере. В работе Самарина (1960) описаны методы измерения активности мух в стимуляционной камере.

В настоящей работе о двигательной активности *Drosophila melanogaster* дана оценка по двигательной активности мух дрозофил, так же, как и по их устойчивости к инсектициду. В работе Грей и др. (Gray, 1959) и Самарина (1960) описаны методы измерения активности мух в стимуляционной камере. В работе Грей и др. (Gray, 1959) описаны методы измерения активности мух в стимуляционной камере. В работе Самарина (1960) описаны методы измерения активности мух в стимуляционной камере.

Внутривидовая изменчивость двигательной активности мух дрозофил по двигательной активности была установлена на выборках из пяти популяций: одна лабораторной, \overline{yy} , и четырех природных. Линия \overline{yy} поддерживалась длительное время в лаборатории в виде малочисленной популяции, следовательно, при наличии определенного генофонда. Выборки из природных популяций взяты из четырех различных географических районов: Дилижан — Закавказье, 1250 м над ур. м. Тираполь — долина р. Днестра, степная зона, Керчь и Сухуми — Крымское и Кавказское побережье Черного моря.

В природных популяциях, Керчь и Сухуми, был произведен индивидуальный, а в линии \overline{yy} — массовый отбор на максимальную и минимальную двигательную активность. Затем три пары отселектированных контрастных линий: \overline{yy} -I и \overline{yy} -II, К-1 и К-6, С-5 и С-3 — сравнивались по общей двигательной активности и по устойчивости к тиофосу.

Учет активности велся только по самкам, так как об устойчивости линий дрозофилы обычно судят по выживаемости самок. Исключив самцов, удавалось также устранить влияние на изучаемый признак половой активности. Для снижения уровня пищевого возбуждения самок до опыта выдерживали на свежей питательной среде. Отбор самок в стаканчики с питательной средой производили при наркотизировании мух эфиром за день до опыта. Обычно в опыт брали самок двухдневного возраста. Опыт проводили в комнате-термостате, отрегулированном на 25°, при электрическом освещении.

Методика оценки общей двигательной активности линий заключалась в следующем. В пустые стаканчики объемом 30 мл помещали по 10 самок, в течение часа производили 10—15 подсчетов особей, находя-

нах в движении. Затем вычисляли средний процент мух, находящихся одновременно в движении, для каждой линии в целом (суммарно по 10—20 стаканчикам). Первый подсчет делали через 10 мин после перетряхивания мух в стаканчики, когда снижалась их повышенная двигательная активность, вызванная перемещением. Через каждые 5 подсчетов стаканчики встряхивали, причем все мухи, в том числе и сидевшие неподвижно в предыдущие подсчеты, приходили в движение. Спустя 5 мин учет активности повторяли. При повышенной двигательной активности мух в линии, когда больше половины особей находилось в движении, подсчитывали неподвижных мух. Таким образом, при фиксации мух на единичном стаканчике приходилось учитывать в среднем не более пяти мух. Увеличение числа особей в стаканчике затруднило бы получение таких «мгновенных» оценок подвижности, уменьшение же его привело бы к общему уменьшению мух в опыте.

Оценка индивидуальной активности самок заключалась в следующем. Избранное самок по одной помещали в стаканчики с питательной средой, а в день опыта перегоняли (без эфиризации) в солонки, накрытые чистыми стеклами. Мухи в солонках либо сидели неподвижно, либо ползали по стенке. В течение 1 дня через каждые 5 мин по секундомеру подсчитывали среднюю активность каждой особи в движении. Подсчеты повторяли трижды и вычисляли средний процент.

Для выяснения, различаются ли особи одной популяции по общей двигательной активности, мы сравнили в линии индивидуальные учеты активности самок лабораторной линии *yy*. По данному признаку самок можно было разделить на две четкие группы: 14 особей находилось в движении в течение 70% времени, а 21 особь, остававшаяся неподвижной весь период наблюдения, а также двигавшаяся не более 17% времени. Мух с промежуточной активностью не встретилось. Из 30 индивидуальных наблюдений с очень высокой двигательной активностью оказалось 22, а с низкой — 8 особей.

Самки, взятые из природных популяций, непосредственно оценивать по индивидуальной двигательной активности не представлялось возможным, так как их возраст и условия развития были не известны. Поэтому было подвергнуто проверке утверждение, полученное в лаборатории при стандартных условиях разведения.

При оценке первого поколения 70 самок, взятых из популяции Дилижан (табл. 1) было обнаружено варьирование по уровню двигательной активности в пределах от 80 до 2%. Это означает, что в наиболее подвижной линии из каждых 10 испытанных самок одновременно в движении находилось 8, тогда как в наименее активной чаще не наблюдалось ни одной двигающейся мухи (за 10 подсчетов такая была отмечена лишь дважды). В выборках из трех других популяций: Керчь, Тирасполь, Сухуми — также наблюдалась изменчивость по данному признаку разведения. Даже в выборке популяции Сухуми, представленной только пятью линиями, выявлены достоверные различия в линиях, относящихся к крайним классам варьирования (при 75 самках по каждой линии $t_{diff} = 5$).

В выборках популяций Тирасполь, Керчь и Дилижан, в которых каждая линия была представлена только 20 самками, достоверно различаются линии 1-го класса и линии начиная с 5-го класса, линии 2-го и линии 7—9-го классов ($t_{diff} \gg 3$).

Таким образом, фенотипическая изменчивость в отношении общей двигательной активности наблюдается как в инбредной лабораторной популяции *yy*, так и в природных популяциях дрозофилы, обитающих в различных географических районах.

Таблица 1
Внутрипопуляционная изменчивость линий дрозофилы по среднему уровню общей двигательной активности самок

Популяция	К-во линий	Число мух в линии	К-во линий с двигательной активностью в %										Продолжительность двигательной активности в %
			в зависимости от количества мух в линии										
			0-9 (1)	10-19 (2)	20-29 (3)	30-39 (4)	40-49 (5)	50-59 (6)	60-69 (7)	70-79 (8)	80-89 (9)		
Диданжан	70	20	4	9	18	20	1	1	4	2	3	2-80	
Керчь	18	20	1	2	—	1	—	1	7	3	1	4-70	
Тырасполь	25	20	4	6	8	7	3	1	—	—	—	2-58	
Сухуми	5	75	2	2	—	1	—	—	—	—	—	2-33	

Для выяснения генетической обусловленности общей двигательной активности был предпринят дивергирующий отбор в выборках двух природных популяций — Керчь и Сухуми и в лабораторной популяции *yy*. Селекция проводилась в двух направлениях: на повышенную и пониженную общую двигательную активность. Во всех трех случаях она оказалась успешной.

От мух, происходящих из трех различных источников, через три поколения отбора были получены пары контрастных линий, достоверно отличающихся по уровню двигательной активности. Так, из популяции Сухуми (табл. 2) были выделены линии С-3 и С-5, в которых при строгом одновременном тестировании уровень двигательной активности был соответственно $84 \pm 3,1\%$ и $29 \pm 2,4\%$. Это означает, что в каждом из 15 стаканчиков, содержащих по 10 самок, находилось в среднем по одному мушкетеру линии С-3 (только 8, а у линии С-5 — всего 3 особи). В паре линий из популяции Керчь — К-6 и К-1 уровни двигательной активности в одном стакане были соответственно $28 \pm 3,7\%$ и $3 \pm 1,4\%$. У линии *yy*-11, отселектированной на максимальную двигательную активность, в трех повторных испытаниях уровень ее был $50 \pm 4,8\%$, $42 \pm 4,7\%$ и $52 \pm 4,8\%$, в противоположной линии $12 \pm 3,3\%$, $8 \pm 2,7\%$ и $6 \pm 2,4\%$. По линиям популяции *yy* в табл. 2 приведены суммарные результаты.

Величина двигательной активности в отселектированных линиях популяций Сухуми была повторно оценена спустя 6, а в линиях популяции Керчь — спустя 6 и 30 поколений после прекращения отбора. Достоверность различий в двигательной активности контрастных пар сохранилась.

Таким образом, эффективность отбора по общей двигательной активности и сохранения различий в отселектированных линиях через 6—30 генераций после прекращения отбора доказывает генетическую обусловленность данного признака поведения.

Для выяснения взаимосвязи двигательной активности и устойчивости к инсектицидам линии, различающиеся по двигательной активности, тестировались на устойчивость к высоко токсичному яду — тиофосу. Испытания на устойчивость были произведены как в процессе отбора, так и по прекращении его. Во всех опытах достоверно более высокую выживаемость на данном яде показали линии с малой двигательной активностью (табл. 3).

Таблица 2

**Сравнительная двигательная активность самок контрастных линий
после трех поколений дивергирующего отбора**

Популяция	Линия	Сразу после отбора		Через 6 поколений после отбора		Через 30 поколений после отбора	
		n	% двигающихся	n	% двигающихся	n	% двигающихся
Сухуми	C-3	150	83 ± 3,1	100	44 ± 4,9	—	—
	C-5	150	29 ± 3,7	100	3 ± 1,7	—	—
Керчь	K-6	150	28 ± 3,7	200	46 ± 3,5	200	49 ± 3,5
	K-1	150	3 ± 1,4	200	2 ± 1,0	200	1 ± 0,7
Уу	уу-III	110	48 ± 4,8	—	—	—	—
	уу-I	110	9 ± 2,7	—	—	—	—

Примечание. Названия линий происходят от названий популяций: C — Сухуми, K — Керчь.

Таблица 3

**Сравнительная устойчивость к тифосу линий дрозофилы, различающихся
по общей двигательной активности**

Линия (с разной двигательной активностью)	Повторности опыта					
	1-я		2-я		3-я	
	n	% выживших	n	% выживших	n	% выживших
K-6 (высокая)	195	10 ± 2,1	177	9 ± 2,3	169	11 ± 2,1
K-1 (низкая)	195	6 ± 3,4	150	7 ± 3,1	130	46 ± 5,6
C-3 (высокая)	165	2 ± 1,1	150	4 ± 1,6	150	1 ± 0,8
C-5 (низкая)	70	41 ± 5,8	150	25 ± 3,6	150	56 ± 1,9
уу-I (высокая)	100	1 ± 2,0	—	—	—	—
уу-II (низкая)	100	46 ± 5,0	—	—	—	—

Таким образом, наследственное понижение общей двигательной активности может явиться одним из механизмов поведенческой устойчивости. Селекция на поведенческую устойчивость, обусловленную пониженной двигательной активностью, может идти очень быстро. Достаточно однократного отбора для получения линий, достоверно различающихся по уровню двигательной активности.

По существу результат первого отбора в популяции — это повторное испытание выбранных линий в следующем поколении. Линии, показавшие в предыдущем поколении наибольшие различия (при выяснении внутривидовой фенотипической изменчивости по двигательной активности), при размножении их (для проведения дальнейших отборов) вновь оказались различными (табл. 4). Следовательно, фенотипический полиморфизм по общей двигательной активности, найденный в трех природных (см. табл. 1) и одной лабораторной популяциях, имеет генетическую основу.

Факт обнаружения еще одного наследственного признака поведения у генетически изученного насекомого, по нашему мнению, представляет существенный интерес для генетики поведения, разработка которой была начата в школе И. П. Павлова. Такого рода признаков у дрозофилы из-

Различие в двигательной активности линий дрозофилы после однократного отбора

Популяция	Линия	n	% двигающихся мух	t _{diff}
Контроль	K-6	195	36 ± 3,4	6,3
	K-1	195	10 ± 2,1	
Устойчиво	C-3	105	36 ± 5,5	5,8
	C-5	70	2 ± 1,6	
Устойчиво	1	110	39 ± 4,7	4,3
	4	110	14 ± 3,3	

и др.) и, таким образом, относятся различные таксоны (Scott, 1943; Marshall, 1943; Felsenberger, 1959; Felsenberger-Kimling и Hirsch, 1961), половая активность (Афен, 1954), миграционная способность (Sakai и oth., 1957), способность к адаптации среды при откладке яиц (Manning, 1947). Однако в отношении двигательной активности, признака из составным элементом устойчивости к ядам, признаков очень сложны, признаком из составным элементом устойчивости к ядам. Кроме того, для отбора линий, достаточно устойчивых к ядам, требуется значительное число поколений. Поэтому для отбора устойчивых к ядам линий в большинстве случаев требуется отбор по признаку, трансгрессиву. Общая двигательная активность является одним из сложных физиологических признаков, сравнительно трудно поддающихся количественному учету. Для получения линий, устойчивых к ядам, достаточно 1—3 поко-

лений отбора по двигательной активности, как и все известные признаки устойчивости к ядам, от ряда неучтенных условий эксперимента. Известно, что перед грозой двигательная активность насекомых снижается, в то время как в электрическом поле повышается (Felsenberger, 1960). Финзингер наблюдал, что «летная активность» мух дрозофилы в природе выше утром и вечером, хотя в лабораторных условиях ритмичности не было отмечено (Finsinger, 1958). Наши предварительные данные указывают на наличие зависимости степени двигательной активности от времени суток и сезона. При дальнейшем усовершенствовании методики оценки общей двигательной активности, очевидно, удастся добиться лучшей повторяемости результатов. В настоящей же работе во внимание принимались только результаты, полученные при одновременном испытании. Данные опытов, проведенных в разное время (табл. 1—3), не сопоставлялись.

Установление связи между двигательной активностью и устойчивостью к ядам вскрывает один из механизмов поведенческой резистентности и тем самым служит дополнительным экспериментальным доказательством ее существования. Быстрота отбора по двигательной активности указывает на серьезное значение, которое данный механизм может иметь среди факторов, способствующих формированию резистентности к инсектицидам.

Мыслим следующий механизм влияния общей двигательной активности на устойчивость к ядам. Доза яда контактного действия, адсорбированная насекомым, зависит от числа контактов с отравленной поверхностью. В ограниченном пространстве, когда только часть поверхности обработана ядом — что обычно и наблюдается в практике борьбы с вредителями, а также при некоторых методиках тестирования резистентно-

сти (Оленов, 1958), — число контактов с данной поверхностью прямо пропорционально двигательной активности. Степень двигательной активности складывается также и на интенсивности дыхания. Последнее же зависит от токсичности ядов дыхательного действия. Следовательно, двигательная активность связана с устойчивостью к инсектицидам и дыхательного, и контактного, и смешанного действия.

Механизм действия ряда факторов, таких, как температура, наркотик, атмосферное давление, кислород, изменяющих токсичность ядов, обычно объясняют прямым действием их на биохимические процессы насекомых, однако возможно представить и косвенное их действие через изменение двигательной активности. Так, например, имеются данные о том, что повышение температуры ведет к увеличению захвата яда в связи с повышением двигательной активности (Pradhan, Srivastava, 1956).

Методики тестирования резистентности насекомых к ядам, широко используемые и принятые в качестве стандартных ВОЗ¹ (Busvine, Narsh, 1959; Brown, 1959), не дают полной гарантии выявления поведенческой устойчивости. Нужно учитывать, что при одной и той же дозе яда, например, на пожеваемость, дождь, адсорбированный на насекомых, различается в зависимости от общей двигательной активности, не будет одинаковой.

Известно, понижение двигательной активности — это лишь один из возможных механизмов устойчивости. Не удивительно, что при повышении устойчивости разных видов насекомых положительной корреляции между степенью активности и степенью устойчивости не найдено (Cargill, 1938; Oshima, 1958). Различные виды генов в промышленности покровов, ферментативной реакции и нервной ткани, ферментативной детоксикации, перекрывают различия, связанные с различиями в двигательной активности. Известно, что даже популяции одного вида могут быть различны по природной устойчивости к инсектицидам (Oshima, 1958; Sakai, Tsukamoto, 1953). В наших опытах удалось выявить роль двигательной активности благодаря тому, что сравнительно подвергались воздействию только одного вида, но в одной популяции, обладавшие, естественно, более повышенной тканевой резистентностью.

Быстрота, с которой удалось выделить линии, различающиеся по двигательной активности, объясняется тем, что выборки из популяций с момента начала были гетерогенными по данному наследственно обусловленному признаку. Линии с повышенной и пониженной двигательной активностью встречались как в лабораторной, так и в природных популяциях.

Уже сам факт широкого распространения наследственного полиморфизма в отношении двигательной активности в популяциях дрозофилы говорит в пользу его адаптивного значения. В вышеизложенных экспериментах было показано преимущество линий дрозофилы с пониженной двигательной активностью в присутствии яда. Из литературы известно, что в отношении миграционной способности, наоборот, имеют преимущество линии с повышенной двигательной активностью (Sakai *et al.*, 1958). Кроме того, в наших предварительных опытах было обнаружено, что особи из линий с повышенной активностью обладают большей скоростью пробежек, быстрее находят выход из механических ловушек. Это на особой противоположного типа меньше сказывается угнетающее действие перенаселения. Для популяции же в целом полиморфизм по данному признаку, очевидно, является благоприятным. Он обеспечивает, вероятно, сохранение популяции в флуктуирующих условиях внешней среды, служит механизмом генетического гомеостаза.

¹ Всемирная организация здравоохранения.

Для практики борьбы с вредными насекомыми, исходя из результатов, полученных в данной работе, можно рекомендовать применение яда в момент наивысшей двигательной активности особей конкретного вида вредителя.

ВЫВОДЫ

1. При испытании выборок одной лабораторной (*yy*) и четырех природных популяций *Drosophila melanogaster*, выделенных из различных географических районов Советского Союза, был обнаружен фенотипический полиморфизм в отношении признака общей двигательной активности.

2. Генетическая обусловленность данного признака была доказана, во-первых, эффективностью отбора (в течение 1—3 поколений) на максимальную и минимальную двигательную активность, во-вторых, фактом сохранения различий в отселектированных линиях через 6—30 поколений после прекращения отбора.

3. Установлена связь двигательной активности и устойчивости к тиофосу. В результате отбора линий с пониженной двигательной активностью может происходить быстрое повышение устойчивости популяций дрозофилы к инсектициду.

GENERAL MOBILITY OF INSECTS AS A FACTOR OF BEHAVIOURAL RESISTANCE TO INSECTICIDES

E. M. Luchnikova

Behavioural resistance is usually ignored by majority of students working on the acquired resistance to insecticides.

According to M. E. Lobashev behavioural mechanisms play significant role in organismal adaptation to detrimental factors. We have already shown earlier the significance of the protective behaviour of insects to the poisoned surface for resistance. In the present work significance of the general mobility of *D. melanogaster* for the resistance to thiophos has been studied.

Selection carried for mobility during three generations in two directions (upward and downward) lead to formation of two lines differing from each other in resistance to the poison. Selection was carried in two wild populations "Sukhumi" and "Kerch" and in one laboratory stock "double yellow". The differences are preserved even after 30 generations without selection. In order to show the wide spread of intrapopulation polymorphism for general mobility two more natural populations "Dilizhan" from Caucasus and "Tiraspol" from Moldavia were used.

The role of polymorphism on general mobility in population homeostasis and importance of this heritable character for genetics of behaviour has been discussed.

ЛИТЕРАТУРА

- Бачурихина Л. С., Е. М. Лучникова. 1961. В сб.: Исследования по генетике, I. Изд. ЛГУ: 169—174.
Браун А. 1959. В сб.: Приобретение насекомыми и клещами устойчивости к ядам. М., ИЛ: 135—143.
Дерожи Ж. 1959. «В защиту мира», 95: 79—83.
Лобашев М. Е. 1961. В сб.: Исследования по генетике, I. Изд. ЛГУ: 1—11.

- Миллер Р. А. 1947. Тр. Ин-та эволюционной физиологии и патологии высш. нервн. деят., им. Павлова, Л.: 285--302, 303--313.
- Олсенов Ю. М. 1958. «Энтомологическое обозрение», 37, 3: 520--537.
- Мушант Э. 1959. В сб.: Приобретение насекомыми и клещами устойчивости к ядам. М., ИЛ: 282--292.
- Aubrey M. 1961. *Animal behaviour*, 9, 1--2: 82--92.
- Bot J. 1961. *Farming in South Africa*, 37, 2: 6--11.
- Brown A. W. 1959. *Canad. j. biochem. physiol.*, 37, 9: 1091--1097.
- Bruce W. N., D. C. Decker. 1950. *Soap sanit. chem.*, 26, 3: 122--125, 145--147.
- Busvine J. R., R. Narsh. 1953. *Bull. ent. res.*, 44: 371--374.
- Busvine J. R. 1958. *Indian j. malarology*, 12, 4: 55--60.
- Carpenter E. L. and W. Moore. 1938. *J. econ. ent.*, 31: 270--275.
- Edwards D. K. 1960. *Canad. j. zool.*, 38, 5: 899--912.
- Erlenmeyer-Kimling L., J. Hirsch. 1961. «*Science*», 134, 3485: 1068--1069.
- Fensinger F. X. 1958. *Arch. f. Klausstift*, 33, 3--4: 387--391.
- Hirsch J. 1959. *J. compar. a. physiol. psychol.*, 52, 3: 304--308.
- Jung A. 1961. *Amer. naturalist*, 25, 880: 7--19.
- Kotterli R. L. 1955. *Physiol. rev.*, 35, 1: 197--232.
- Kuttrick F. O. 1951. 81st ann. rpt. of entomol. soc. of Ontario: 41--43.
- Okada M., M. Tsukamoto. 1953. *Botyu-Kagaku*, 18: 100--104.
- Olshenach. 1958. *J. of heredity*, 49, 1: 22--31.
- Pandey S., S. Srivastava. 1956. *Indian j. ent.*, 18, 1: 78--79.
- Seki K., I. Naruse, J. Hiraiizumi, S. Iyama. 1958. «*Evolution*», 12, 1: 93--101.
- Stoddard P. 1948. *Amer. naturalist*, 77, 760: 184--190.